滨海沙地植物厚藤叶片生理特征的季节变化

金贇， 朱栗琼， 招礼军*， 化彬， 权佳惠， 刘金炽

（广西大学 林学院， 广西森林生态与保育重点实验室，南宁 530004）

摘要：滨海沙地条件恶劣，季节气候环境差异较大，植物生存困难。厚藤是南方滨海沙地广泛分布的重要固沙植物。为探究厚藤对不同季节环境变化的适应机制，研究了其叶片生理性状的季节变化。该文以广西滨海沙地自然生长的厚藤为试材，分别测定了不同季节厚藤叶片的叶绿素含量、渗透物质含量、抗氧化酶活性、叶绿素荧光参数等生理指标，并进行相关性分析和主成分分析。结果表明：（1）叶绿素含量随季节变化的趋势一致，春季均显著大于夏秋冬季节，但叶绿素 a/b 在各季节间无显著变化。（2）叶绿素荧光参数的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 具有相同的变化趋势，整体表现为夏季、冬季显著高于春季、秋季。（3）脯氨酸含量随季节逐渐增大，冬季时含量最高；可溶性糖含量冬季显著高于其他三个季节；丙二醛（MDA）含量各季节间差异不显著。（4）春季的超氧化物歧化酶（SOD）活性和过氧化氢酶（CAT）活性显著高于其他季节，夏秋冬季节间无显著差异；过氧化物酶（POD）活性在各季节间差异不显著。（5）相关性分析和主成分分析显示，各生理指标与气候因子间存在一定的关联。温度和日照数显著影响可溶性糖的含量；叶绿素含量和抗氧化酶活性能够较好地反映厚藤对季节气候变化的响应。厚藤可通过调节叶绿素 a 与叶绿素 b 含量使叶绿素 a/b 保持稳定，同时提高渗透调节物质含量和抗氧化酶活性以适应季节变化，其中光合作用和抗氧化酶系统是影响其季节性适应能力的关键。

关键词：厚藤，叶片，生理指标，季节变化，适应性

中图分类号：Q945.79　　**文献标识码：**A

Seasonal dynamic of leaf physiological characteristics of *Ipomoea pes-caprae* in coastal sand

JIN Yun, ZHU Liqiong, ZHAO Lijun*, HUA Bin, QUAN Jiahui, LIU Jinchi

(*Forestry College of Guangxi University, Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation*, Nanning 530004)

Abstract: There are poor conditions, and quite differences in seasonal climate environment in coastal sandy land, which makes it difficult for plants to survive. *Ipomoea pes-caprae* is an important sand-fixing plant widely distributed in coastal sandy land. In order to explore the adaptation mechanism of *I. pes-caprae* to environmental changes in different seasons, the seasonal variation of the leaves physiological traits were studied. In this paper, the contents of chlorophyll, the contents of osmotic substance, antioxidant enzyme activities, chlorophyll fluorescence parameters of the *I. pes-caprae* leaves in different seasons were measured, and the correlation analysis and principal component analysis were also carried out. The results were as follows: (1) Chlorophyll contents had the same trend with season changes, which

基金项目：国家自然科学基金（31260093）；广西自然科学基金（2013GXNSFAA019057） [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31260093); Natural Science Foundation of Guangxi (2013GXNSFAA019057)]。

作者简介：金贇（1996-），硕士研究生，研究方向为森林生态学，(E-mail) 961412458@qq.com。

***通信作者：**招礼军，博士，教授，研究方向为森林生态学，(E-mail) zhlj-70@163.com。

was significantly higher in spring than that in summer, autumn and winter, but chlorophyll a/b had no significant change among seasons. (2) F_v/F_m and F_v/F_o of chlorophyll fluorescence parameters also had the same change trends, which were significantly higher in summer and winter than that in spring and autumn. (3) Proline content increased gradually with seasons, and reached the highest level in winter. Soluble sugar content in winter was significantly higher than that in other three seasons. However, there was no significant differences in malondialdehyde (MDA) content among seasons. (4) The activities of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) in spring were significantly higher than those in other seasons, but there was no significant differences in summer, autumn and winter. There was no significant differences in peroxidase (POD) activities among seasons. (5) There was a certain correlation between physiological indexes and climate factors by correlation analysis and principal component analysis. Temperature and sunshine significantly affected the contents of soluble sugar. Chlorophyll contents and antioxidant enzyme activities can better reflect the response of *I. pes-caprae* leaves to seasonal climate change. Therefore, the chlorophyll a/b can be kept stable by adjusting the contents of chlorophyll a and chlorophyll b, and meanwhile, the contents of osmotic adjustment substances and the activities of antioxidant enzymes can be improved to adapt to seasonal changes, among which photosynthesis and antioxidant enzymes were the key factors affecting its seasonal adaptability.

Key words: *Ipomoea pes-caprae*, leaf, physiological traits, seasonal changes, adaptability

滨海沙地处于海陆交界地带，物质与能量变化剧烈。在全球气候变暖的背景下，滨海沙地气候变化异常、极端天气频发，极端易变的环境限制了大部分植物在该地区定居生长(Griffiths & Orians, 2003；Lum & Barton, 2020)。季节更替引起温度、水分及光照等多个环境因子改变，植物生理特征在季节变化中受环境因子影响会做出适应性变化，其变化程度和规律反映了植物适应能力的强弱和对环境的适应策略（蒋志荣等，2008）。沙生植物作为滨海沙地生态系统的重要组成部分，在海岸带生态稳定中发挥重要作用（赵艳云等，2014），其对环境变化的响应和适应策略成为了生态学研究的热点问题之一。研究发现，滨海沙地植物长期适应环境变化，在生理上形成了对季节性环境变化的适应机制，如：在夏秋季节受强光胁迫，滨海沙地植物光合作用效率降低，气孔逐渐关闭保护植物避免过多失水和高光灼伤（蔡水花等，2014；葛露露等，2018）；冬季低温干旱下，植物叶片养分含量和酶促代谢物 SOD、POD 和 CAT 的活性增高，叶片能够积累更多养分并提高细胞活性抵御低温伤害（Fernanda et al., 2014；张秋芳等，2019；Carlo et al., 2019）等。这些生理性适应机制主要表现为光合作用、渗透调节、酶系统保护作用的功能调节，使滨海沙地植物能够在极端恶劣生境中得以存活繁衍（吴锡麟等，2013；童升洪等，2020）。

厚藤（*Ipomoea pes-caprae*）又名马鞍藤，系旋花科（Convolvulaceae）番薯属（*Ipomoea*）多年生匍匐藤本植物，广布于全球热带及亚热带沿海地区，是广西海岸沙生植物区系中的优势种和建群种。研究表明，厚藤拥有大量不定根且匍匐茎延伸可长达 10 m，有防风固沙，恢复生态等

重要生态功能，在滨海生态恢复和重建过程具有重要应用价值（Jung et al., 2020）。近年来，有关厚藤耐旱策略（Kamakura & Furukawa, 2008）、耐盐机理（Liu et al., 2020；杜月青等，2011）及自身药用价值等方面的研究均有报道（冯小慧等，2018；杜成智等，2019）。但关于厚藤对滨海沙地这一特殊生境的生理生态适应性研究尚未见报道。叶片是植物进行光合作用的场所，对环境的变化较为敏感，其生理性状能较好地反映植物对环境的高度适应能力和在复杂生境下的自我调控能力（李旭等，2020）。鉴于此，本文以原生境下的厚藤为研究对象，在测定分析厚藤叶片的生理学特征在自然环境下季节变化规律的基础上，探讨厚藤叶片各生理指标与环境因子间的关系，拟回答"厚藤在适应不同季节水热变化过程中具有怎样的生理生化响应特征？"的科学问题，从而阐明厚藤在滨海沙地特殊生境下应对环境变化的适应策略，为其开发利用及滨海沙地植被恢复提供理论指导和科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究地位于广西防城港东兴市江平镇万尾金滩（108°12′—108°18′ E，21°51′—21°53′ N），属南亚热带海洋性季风气候，年平均气温 22.6 ℃，历年最高气温为 36.5 ℃，最低气温为 2.8 ℃，年降水量约为 2 890.5 mm 左右，集中于 6—8 月，约占全年降雨量 68%，年均日照数约 1 494.3 h。土壤类型主要为滨海盐土（砂质），pH6.69，含有机质 3.96 g kg^{-1}，全氮 0.19 g kg^{-1}，全磷 0.11 g kg^{-1}，全钾 3.09 g kg^{-1}。区内植被以草本及灌木为主，群落优势种有厚藤、老鼠艻（*Spinifex littoreus*）、单叶蔓荆 (*Vitex rotundifolia*）、绢毛飘拂草（*Fimbristylis sericea*）等。

1.2 样品采集

根据华南地区气候季节划分（简茂球，1994），分别于 2017 年 4 月（春季）、7 月（夏季）、9 月（秋季）、11 月（冬季）进行样品采集，不同采样季节气象条件见表 1。在研究区域内选择具有代表性的厚藤群落设置 3 个 10 m×10 m 的样地，每个样地内选择 5 株生长状况相似，长势一致的厚藤成熟植株，对植株近顶端的成熟叶片进行叶绿素荧光测定，并采集 5~8 片放入冰袋保存，迅速带回实验室测定各生理指标。

表 1　2017 年防城港环境因子季节性平均值及变化范围

Table 1　Seasonal average and variation range of environmental factors in Fangchenggang in 2017

环境因子 Environment	春季 Spring		夏季 Summer		秋季 Autumn		冬季 Winter	
	平均值 Average	变化范围 Range	平均值 Average	变化范围 Range	平均值 Average	变化范围 Range	平均值 Average	变化范围 Range
降水 Rainfall（mm）	55.1	34.0~76.2	542.2	174.0~849.0	213.15	203.0~223.3	46.35	20.3~69.2
平均气温 Average temperature（℃）	20.7	18.6~22.7	27.3	25.9~27.8	25.9	23.9~28	16.98	15.2~19.6
日照时长 Sunshine duration（h）	76.85	40.3~113.4	150.65	135.9~168.7	187.95	183.7~197.2	89.28	61.9~105.8

注：数据资料来源于防城港市统计年鉴。

Note: The data comes from Fangchenggang City Statistical Yearbook.

1.3 叶片生理指标测定

在野外样地采用 Hansatech 叶绿素荧光仪(PEA)测定待测叶片的最小荧光（F_o）、最大荧光(F_m)，计算 PSII 最大光能转化效率[$F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$]以及 PSII 光化学潜在活性[$F_v/F_o=(F_m-F_o)/F_o$]。将样品带回实验室后，参照李合生（2000）的方法采用研磨-分光光度计法测定叶绿素含量，酸性茚三酮法测定脯氨酸（Pro）含量，蒽酮比色法测定可溶性糖的含量，硫代巴比妥酸法测定丙二醛（MDA）含量，愈创木酚比色法测定过氧化物酶（POD）活性，氮蓝四唑（NBT）法测定超氧化物歧化酶（SOD）活性，高锰酸钾滴定法测定过氧化氢酶（CAT）活性。各项生理指标重复测定 3 次。

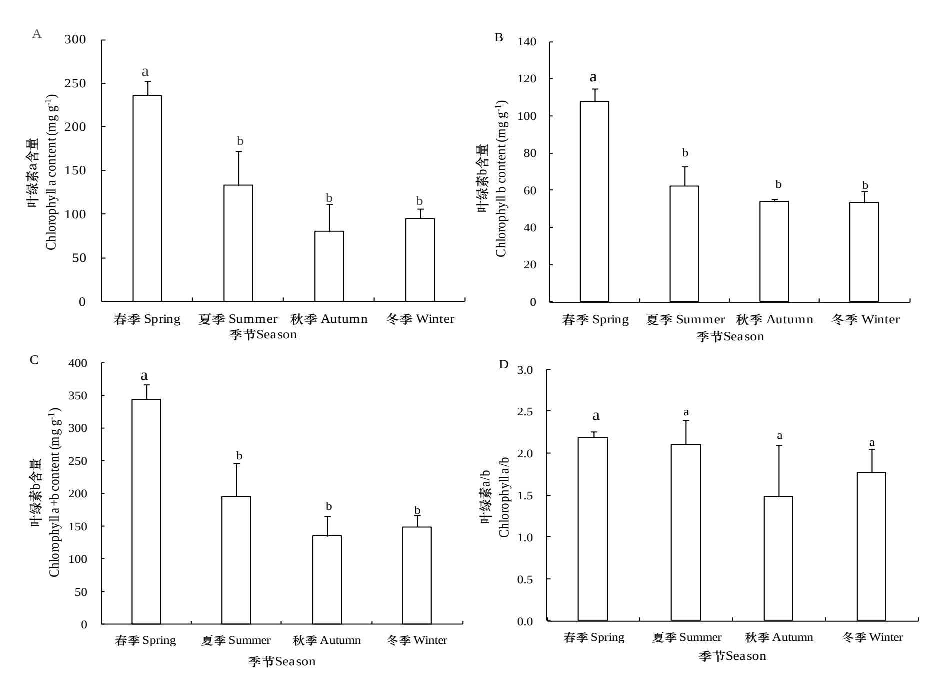
1.4 数据处理

数据采用 Excel 2013 软件进行数据统计和图表绘制，采用 SPSS 25.0 软件进行显著性检验、相关性分析、主成分分析。

2 结果与分析

2.1 不同季节厚藤叶片叶绿素含量变化

叶绿素作为光合主要色素其含量决定了植物光合过程中对光能的获取能力，受环境因子变化影响。由图 1 可知，厚藤叶绿素含量随季节更替整体呈现出递减趋势，即春季＞夏季＞冬季＞秋季。厚藤叶片叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量均在春季显著高于其他三个季节（$P<0.05$），而自夏季开始下降，随后保持稳定趋势（$P>0.05$）。可见在春季，厚藤具有较强的捕光能力。由于叶绿素 a 和叶绿素 b 的光合特性略用不同，其含量变化及比值会对植物的光合作用产生不同影响。图 1：B，C 结果显示，夏季叶绿素 a 和叶绿素 b 显著下降，叶绿素 a 的下降幅度是叶绿素 b 的 3 倍，叶绿素 a/b 虽有变化但整体在 2.18～1.48 之间波动（图 1：D），始终低于理论值 3:1，未达显著水平（$P>0.05$）。表明厚藤叶片对光能的捕获方式受季节变化发生改变，但始终保持较强的光能利用效率。



不同小写字母表示不同季节间存在显著差异（$P<0.05$）。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among different seasons ($P<0.05$). The same below.

图 1 厚藤叶片叶绿素含量季节变化

Fig.1 Seasonal changes of chlorophyll contents in *Ipomoea pes-caprae* leaves

2.2 厚藤叶片叶绿荧光参数的季节变化

PSII 最大光能转化效率（F_v/F_m）和 PSII 潜在活性（F_v/F_o）是衡量光抑制程度的重要指标。研究认为，植物 F_v/F_m 在非胁迫状态下约为 0.75～0.85，0.44 可以作为 PSII 是否受损的临界值，该值越低，反映出植物受到光抑制的程度越高（Kalaji et al., 2016）。由图 2 可知，厚藤叶片不同季节 PSII 最大光能转化效率（F_v/F_m）和 PSII 潜在活性（F_v/F_o）变化趋势一致，夏季和冬季间无显著差异（$P>0.05$），但显著高于春季和秋季（$P<0.05$），F_v/F_m 在春季和秋季节分别为 0.49、0.48，接近受损临界值，而夏季和冬季分别为 0.75、0.74，接近于非胁迫状态区间最低值。F_v/F_o 在春季和秋季分别为 1.01、0.96，而夏季和冬季分别为 2.94、2.86。表明厚藤春季和秋季 PSII 反映中心受到抑制，PSII 潜在活性较低。

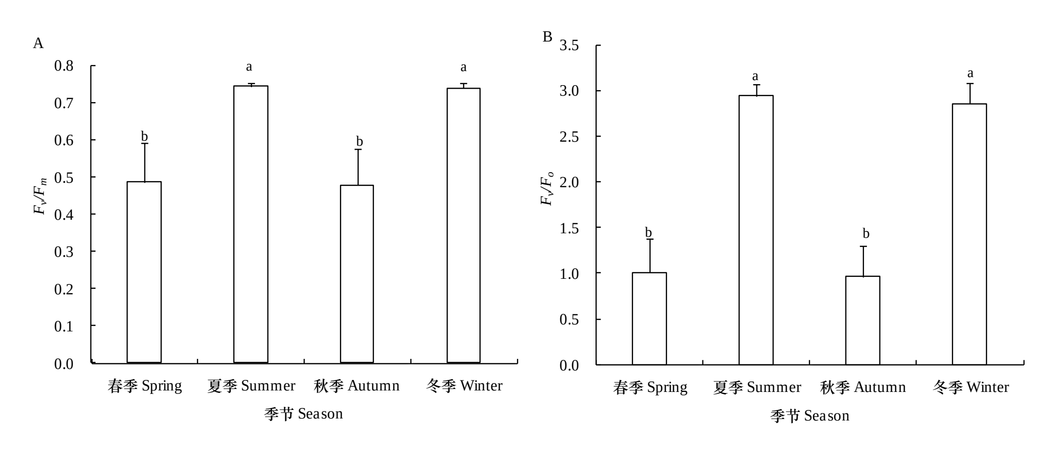


图 2　厚藤叶片叶绿荧光素参数季节变化

Fig.2　Seasonal changes of chlorophyll fluorescein parameters of *Ipomoea pes-caprae* leaves

2.3 不同季节厚藤叶片渗透物质含量及抗氧化酶活性变化

渗透调节物质的累积可以增加植物细胞溶质浓度，降低渗透势保持膨压，维持细胞正常形态和生理代谢，对植物抵抗非生物胁迫有着重要作用。研究结果显示，厚藤叶片脯氨酸（Pro）含量随季节变化呈上升趋势（图 3：A），在冬季含量显著高于其他三季($P<0.05$)，为分别是春季的 4.3 倍、夏季的 3.7 倍、秋季的 1.2 倍，秋季含量显著高于春季、夏季，且春夏之间无显著差异($P>0.05$)。可见叶片在秋、冬季节开始合成积累 Pro，在冬季含量达到顶峰，表现较高渗透调节能力。可溶性糖冬季含量显著高于春、夏、秋三个季节（$P<0.05$）（图 3：B），分别是春季的 1.66 倍、夏季的 2.44 倍、秋季的 2.92 倍，说明可溶性糖在冬季大量合成并累积，而其他三个季节的消耗速度大于合成速度。MDA 是膜质过氧化的产物，由图 3：C 可知，MDA 含量在随季节变化差异不大，整体在 1.48~0.21 nmol g^{-1} 之间浮动，未达到显著水平($P>0.05$)，表明各季节厚藤叶片内活性氧的产生与清除处于动态平衡，细胞膜脂过氧化作用较弱，膜脂未受到严重活性氧毒害。

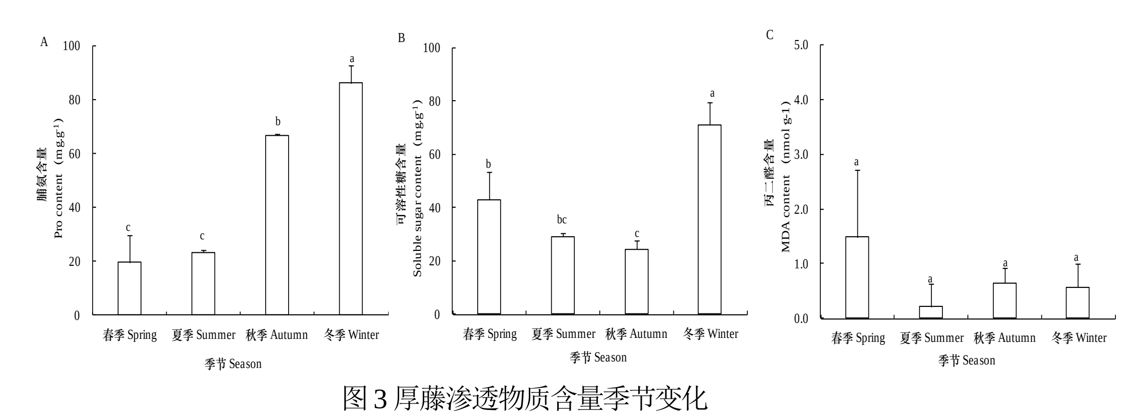


图 3 厚藤渗透物质含量季节变化

Fig.3 Seasonal variation of contents of osmotic substances in *Ipomoea pes-caprae* leaves

抗氧化酶是植物活性氧（ROS）清除系统中的重要酶，能维持活性氧自由基产生与清除系统的平衡（耿东梅等，2014），当植物受到逆境伤害时，抗氧化酶活性被激发以清除植物体内多余的 ROS，保护植物膜系统。研究结果显示：厚藤叶片中过氧化物酶（POD）活性随季节变化而呈现出上升趋势（图 4：A），各季节间差异不显著($P>0.05$)，在春季活性最低，为 65.26 U g^{-1} min^{-1}，夏季、秋季、冬季 POD 活性分别为 93.00、137.66、160.26 U g^{-1} min^{-1}，冬季达到最高值；超氧化物歧化酶（SOD）活性夏季、秋季、冬季间差异不显著($P>0.05$)（图 4：B），春季显著高于其他三个季节（$P<0.05$），是夏季的 8.61 倍、秋季的 4.25 倍、冬季的 8.3 倍；过氧化氢酶（CAT）活性变化趋势与 SOD 活性一致，春季活性最高，达到 298.07 U g^{-1} min^{-1}，是其他季节的 5 倍左右。可见厚藤叶片组织中 SOD 和 CAT 较 POD 对植物的保护作用明显且叶片抗氧化能力在春季最强，说明厚藤叶片在春季受到逆境胁迫压力较大，叶片组织中 SOD 和 CAT 活性被激发，共同保护厚藤细胞膜系统免受环境伤害。

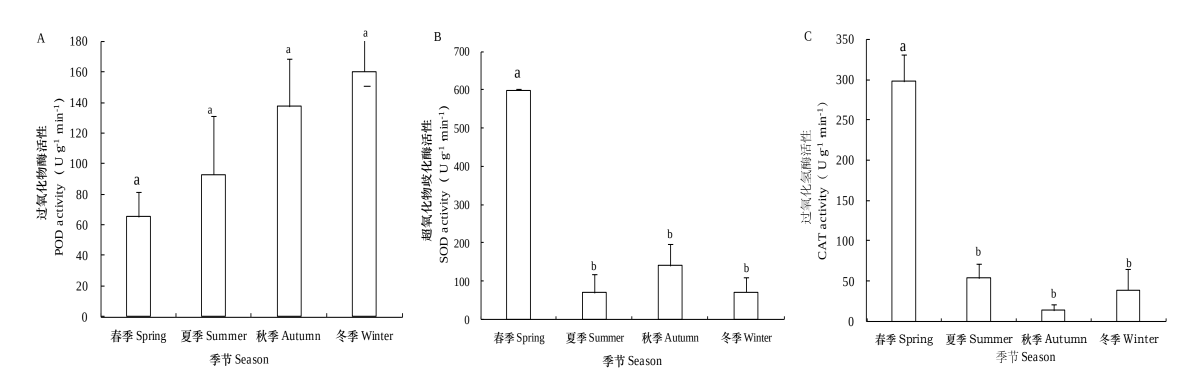


图 4　厚藤抗氧化酶活性季节变化

Fig.4　Seasonal changes in the antioxidant enzyme activities of *Ipomoea pes-caprae* leaves

2.4 厚藤生理指标与环境因子相关性分析及主成分分析

将厚藤叶片各项生理指标与气候因子进行相关性分析，得到相关系数矩阵（表 2）。由表 2 可知，厚藤叶片各生理指标之间存在相关性，叶绿素含量与脯氨酸呈显著负相关(P<0.05)，与 CAT 和 SOD 活性呈极显著正相关(P<0.01)，表明厚藤叶绿素含量与渗透调节和抗氧化作用紧密相关。SOD 与 MDA 有显著正相关(P<0.05)和 CAT 有极显著正相关(P<0.01)关系，与 F_v/F_m 和 F_v/F_o 有显著负相关关系(P<0.05)，说明抗氧化酶活性对细胞膜脂化程度和植物光合作用产生影响。温度和日照与可溶性糖有极显著负相关关系，说明对可溶性糖含量产生显著影响。

植物对环境变化的响应是多个生理生化机制综合作用的结果，单个指标无法准确反映植物对环境变化的响应情况。因此，本研究对厚藤季节变化影响下的 10 个生理指标进行主成分分析（表 3）。 由表 3 可知，10 项生理指标可转化为 3 项综合指标，即成分 1、成分 2、成分 3，贡献率累积达 88.05%（大于 85%），能反映出各生理指标的相对重要性和相互关系。在主成分因子载荷分析中，因子载荷高，说明对其所在主成分影响较大。在主成分 1 中，SOD、CAT 活性和叶绿素 b 含量因子载荷高，对主成分 1 影响较大，主要包含抗氧化酶系统和光合作用系统的相关特征指标。在第 2 主成分中，脯氨酸含量、可溶性糖含量及 POD 活性影响较大，主要为渗透调节物质含量，反映叶片渗透调节能力。在第 3 主成分中，F_v/F_m 和 F_v/F_o 以及可溶性糖含量因子载荷较高，F_v/F_m 和 F_v/F_o 与植物光合作用强弱有关，可溶性糖是植物光合作用重要产物，集中反映了植物光合作用情况。因此，抗氧化酶系统、光合作用与渗透调节在厚藤的季节性适应机制中都起着重要作用，其中光合作用和抗氧化酶系统作用显著，是影响厚藤季节性适应能力的关键。

表 2 厚藤叶片生理指标间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of physiological indexes of *Ipomoea pes-caprae* leaves

	脯氨酸 Pro	可溶性糖 Soluble sugar	过氧化物酶 POD	丙二醛 MDA	过氧化氢酶 CAT	超氧化物歧化酶 SOD	叶绿素 a Chla	叶绿素 b Chlb	叶绿素 a+b Chla+b	叶绿素 a/b Chla/b	F_v/F_m	F_v/F_o	降水 Rainfall	平均气温 Average temperature	日照 Sunshine duration
脯氨酸 Pro	1														
可溶性糖 Soluble sugar	0.46	1													
过氧化物酶 POD	0.545	0.298	1												
丙二醛 MDA	-0.296	0.206	-0.052	1											
过氧化氢酶 CAT	-0.607*	0.038	-0.311	0.534	1										
超氧化物歧化酶 SOD	-0.556	-0.043	-0.367	0.596*	0.942**	1									
叶绿素 a Chla	-0.725**	0.002	-0.374	0.522	0.922**	0.830**	1								
叶绿素 b Chlb	-0.687*	-0.001	-0.312	0.635*	0.962**	0.935**	0.954**	1							
叶绿素 a+b Chla+b	-0.721**	0.001	-0.361	0.557	0.941**	0.865**	0.997**	0.975**	1						
叶绿素 a/b Chla/b	-0.57	0.023	-0.36	0.094	0.517	0.316	0.756**	0.528	0.703*	1					
F_v/F_m	0.152	0.413	0.112	-0.547	-0.425	-.596*	-0.312	-0.457	-0.353	0.136	1				
F_v/F_o	0.157	0.419	0.083	-0.495	-0.459	-0.644*	-0.328	-0.489	-0.374	0.149	0.976**	1			
降水 Rainfall	-0.430	-0.497	-0.11	-0.406	-0.375	-0.489	-0.167	-0.304	-0.205	0.194	0.466	0.51	1		
平均气温 Average temperature	-0.359	-0.919**	-0.111	-0.212	-0.308	-0.219	-0.202	-0.202	-0.204	-0.129	-0.235	-0.236	0.653*	1	
日照 Sunshine duration	-0.208	-0.898**	-0.068	-0.092	-0.243	-0.077	-0.209	-0.146	-0.194	-0.275	-0.496	-0.516	0.343	0.934**	1

注：** 表示在 0.01 级别（双尾）相关性显著；* 表示在 0.05 级别（双尾）相关性显著。

Note: ** means the correlation is significant at the level of 0.01 (two-tailed); * means the correlation is significant at the level of 0.05 (two-tailed).

表 3 厚藤叶片生理指标初始因子载荷矩阵

Table 3 Initial factor loading matrix of leaf physiological indexes for *Ipomoea pes-caprae*

生理指标 Physiological index	成分 1 Ingredient11	成分 2 Ingredient22	成分 3 Ingredient33
F_v/F_m	-0.707	-0.270	0.635
F_v/F_o	-0.719	-0.277	0.625
脯氨酸 Pro	-0.621	0.678	-0.126
可溶性糖 Soluble sugar	-0.164	0.590	0.757
过氧化物酶 POD	-0.392	0.672	-0.046
丙二醛 MDA	0.697	0.439	0.106
过氧化氢酶 CAT	0.912	-.034	0.308
超氧化物歧化酶 SOD	0.964	0.031	0.088
叶绿素 a Chla	0.855	-0.189	0.378
叶绿素 b Chlb	0.929	0.266	0.177
贡献率 Contribution rate	54.208	17.100	16.741
累积贡献率 Cumulative contribution rate	54.208	71.309	88.050

3 讨论与结论

广西滨海沙地属南亚热带海洋性季风气候，季节更替所带来的温度、湿度及光强变化剧烈，影响植物的生长发育。当环境因子的变化引起植物不适应时，植物生理特征会做出适应性改变以适应环境变化。

叶绿素具有能量转换和捕捉光能的作用，叶绿素含量与光合作用紧密相关 (Ilze & Antons, 2017；吕丹等，2019)。大多数植物在受到逆境胁迫时，叶绿素酶活性提高，促进叶绿体的降解和抑制其合成，使得叶绿素含量降低，光合作用减弱（周余华和梁宇翔，2021），也有研究表明，一些抗逆性较强的树种如沙木蓼(*Atraphaxis bracteata*)、多花柽柳（*Tamarix hohenackeri*）等在干旱胁迫下叶片叶绿素含量升高，表现出较强抗旱能力（罗青红等，2014；孙龙等，2014）。尽管叶绿素在光合作用过程中的重要性已被承认，但其与光合作用能力之间的关系仍然存在争议，黄丽（2013）认为叶绿素含量不能完全反映光合能力差异。本研究发现，厚藤在干旱低温的春季，叶绿素含量升高，但与光合作用相关的 F_v/F_m、F_v/F_o 和可溶性糖含量指标降低，说明春季叶绿素含量的增加可能不会加强厚藤的光合作用，而是由于胁迫环境下，植物渗透压增大抑制了叶绿素降解有关基因的表达，加上细胞失水导致叶绿素浓度上升，与靳月等（2018）、张曦等（2016）研究结果相类似。叶绿素 a 和叶绿素 b 在光合作用中功能不同，潘昕等（2013）提出叶绿素 a/b 的值可以用来判断植物的抗旱能力，干旱胁迫下叶绿素 a/b 的值变化幅度越小，植物抗旱能力越强。在季节变化过程中，随着夏、秋、冬季节降雨增多，日照时间数增大，叶绿素含量下降，叶绿素 a 的下降幅度是叶绿素 b 的 3 倍，可能由于是逆境下光合系统的还原端产生 ROS，在 ROS 作用下叶绿素 a 比叶绿素 b 更易被分解破坏（陈士超等，2017）。而叶绿素 a/b 始终保持稳定且低于阳生植物理论值（3:1），表现出厚藤具有较强的抗旱性和适应性，可保护光合作用反应中心免受过剩光能的伤害（张金玲等，2017；Ayumi & Ryouichi, 2019）。

叶绿素荧光是光合作用的探针，任何环境因子对光合作用的影响都可以通过叶绿素荧光动力学参数快速、灵敏且无损伤地反映出来（耿东梅等，2014）。F_v/F_o代表了 PSII 潜在活性，F_v/F_m是表征植物是否受到环境胁迫的重要指标（Kalaji et al., 2016）。在自然环境中，厚藤 F_v/F_m 在春季和秋季降幅明显，接近 PSII 受损临界值，可见厚藤春季和秋季 PSII 反映中心受到抑制，PSII 潜在活性较低，但 PSII 仍未受到损害。这可能是由于春季较高含量的叶绿素对 PSII 反应中心的结构和功能有一定的保护作用，但严峻的干旱环境条件仍然使 PSII 反应中心处于抑制状态（肖瑞雪等，2018）。在秋季降雨量增加，干旱胁迫得到缓解的同时，高温强光条件下厚藤叶绿素循环机制发生改变，引起叶绿素 a/b 的值下降，厚藤捕获有效光组成变化进而抑制了光系统作用，与葛露露等（2018）研究结果相一致。

脯氨酸和可溶性糖是重要的有机渗透调节物质，其含量积累可以提高植物细胞液的渗透压，增强细胞的吸收保水能力，是植物抵御逆境胁迫的重要生理调节机制（车韦才等，2020）。研究发现，短枝木麻黄（*Casuarina equisetifolia*）通过增强渗透调节能力和降低膜脂过氧化作用来适应外界环境变化（李楠等，2019），单叶蔓荆（*Vitex rotundifolia*）叶片在逆境下积累的脯氨酸在抑制细胞膜脂过氧化维护细胞膜稳定上起重要作用（周瑞莲等，2013）。在本研究中，厚藤叶片中脯氨酸和可溶性糖含量随季节变化明显，而 MDA 质量摩尔浓度无显著变化，说明厚藤可通过调整渗透调节物质含量避免细胞膜系统膜脂过氧化，对自然生境下环境变化表现出较强适应性;而脯氨酸含量随季节变化上升，在冬季达到最高，即水分严重亏缺和气温较低的季节，此时植物体内累积大量脯氨酸，一方面发挥渗透调节作用缓解水分散失保护植物体内原生质，另一方面可以调节活性氧的产生和清除，保护细胞膜结构完整。由此可见，叶片中脯氨酸的累积是厚藤应对低温干旱逆境的有效防护措施，与朱军涛等（2011）的研究相同。厚藤叶片可溶性糖含量与温度和日照数呈极显著负相关关系，在冬季显著增高，春、夏、秋季节呈下降趋势，表明可溶性糖含量在春、夏、秋逐渐消耗，而在冬季合成积累。可能是由于厚藤在冬季合成储存更多可溶性糖为越冬做准备，而到了春季，随季节变化气温回升，光照时长增加，植物呼吸作用增大，消耗了大量可溶性糖。这与李培广等(2012)对梭梭树的研究结果一致。

保护酶系统 SOD、POD、CAT 作为植物内源的 ROS 清除剂，可通过协同作用可减少 ROS 对植物细胞造成的伤害，MDA 是植物细胞质膜过氧化物的最终产物，可用于衡量细胞受活性氧类物质伤害的程度（梁芳等，2021）。在本研究中，厚藤叶片 MDA 含量四季无显著差异，其 SOD 和 CAT 酶活性在春季显著高于其他季节，结合叶绿素含量变化以及厚藤叶片生理指标间的相关性分析，发现 SOD 和 CAT 活性与叶绿素含量之间存在极显著正相关关系，认为是在春季厚藤失水引起叶绿素含量上升但未发生有效光合作用，导致 ROS 增多激发 SOD 和 CAT 活性，使得细胞中 MDA 保持较低水平，维护细胞膜的完整性。随着降雨量增加，植物干旱胁迫解除，植物细胞维持相对稳态，ROS 对细胞膜的胁迫程度下降，因此，尽管 SOD 、CAT 活性相较春季有所下降，但 MDA 含量依然保持较低水平。此外，本研究还发现 POD 活性变化随季节呈上升趋势，与 CAT、SOD 活性变化趋势不同，可见 SOD、POD 和 CAT 活性相互此消彼长，使抗氧化

酶活性总体维持较高水平，说明厚藤具有极其强大的抗氧化酶系统以适应环境变化，与荩草(*Arthraxon hispidus*)抗氧化酶系统对干旱和遮阴的响应机制相似（孙帅等，2018）。

相关性和主成分分析显示，各指标和气候因子间存在相关性，温度和日照数对可溶性糖含量影响显著，叶绿素含量和抗氧化酶活性能够较好地反映厚藤对季节变化的响应情况。厚藤可通过抗氧化酶系统、光合作用与渗透调节作用来适应环境季节性变化，其中光合作用和抗氧化酶系统作用是厚藤适应季节变化的关键。

综上所述，厚藤叶片生理指标具有显著的季节变化特征。随着季节变化，厚藤可通过调整叶绿素 a 与叶绿素 b 下降速度使叶绿素 a/b 保持稳定，同时提高渗透调节物质含量和抗氧化酶活性以适应季节变化，因此可作为沙地生态恢复前期建群种。

参考文献:

AYUMI T, RYOUICHI T, 2019. The biochemistry, physiology, and evolution of the chlorophyll cycle [J]. Adv Bot Res, 90(3): 183-212.

CAI SH, LI T, ZHOU GX, et al., 2016. Gas exchange characteristics in the mangrove associate *Hibiscus tiliaceus*[J]. Guihaia, 36(4): 397-404.[蔡水花，李婷，周光霞，等，2016. 半红树植物黄槿的气体交换特性[J]. 广西植物，36(4): 397-404.]

CARLO S, STEFANIA B, CARMELINA S, 2019. Seasonal and microclimatic influences on the ecophysiology of Mediterranean coastal dune plants [J]. Estuar Coast Shelf Sci, 219(2): 317-327

CHE WC, SUN YT, LIANG YC, et al., 2020. The study on the ecophysiological mechanism of *Lavandula angustifolia* Mill. adapting to cold area[J]. J Harbin Norm Univ(Nat Sci Ed): 36(2): 60-69. [车韦才，孙宇婷，梁雨晨，等，2020. 狭叶薰衣草适应高寒地区生长的生理生态机制研究[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报，36(2): 60-69.]

CHEN SC, WANG M, WANG J, et al., 2017. Response of seed germination and seedling physiological characteristics of *Medicago sativa* to the simulated osmotic potential of PEG6000[J]. Chin J Appl Ecol, 28(9): 2923-2931. [陈士超，王猛，汪季，等，2017. 紫花苜蓿种子萌发及幼苗生理特性对 PEG6000 模拟渗透势的响应[J]. 应用生态学报，28(9): 2923-2931.]

DU CZ, HOU XT, HAO EW, et al., 2019. Research progress on chemical compositin and prar maologial efets of marine plant chinese medicine[J]. Guangxi Sci, 26(5): 466-476.[杜成智，侯小涛，郝二伟，等，2019. 植物类海洋中药化学成分及药理作用研究进展[J]. 广西科学，26(5): 466-476.]

DU YQ, LIU JQ, CHEN LC, et al., 2011. Salt stress on four species of climbing plants[J]. J Zhejiang For Sci Technol, 31(4): 51-57. [杜月青，刘建强，陈立潮，等，2011. 鳝藤等 4 种藤本植物耐盐性试验[J]. 浙江林业科技，31(4): 51-57.]

FENG XH, DENG JG, QIN JF, et al., 2018. Research progress on chemical constituents of marine medicine *Ipomoea pes-caprae* and their pharmacological activities[J]. Chin Trad Herb Drugs, 49(4): 955-964. [冯小慧，邓家刚，秦健峰，等，2018. 海洋中药厚藤的化学成分及药理活性研究进展[J]. 中草药，49(4): 955-964.]

FERNANDA F, ARLETE S, SOFIA P, et al., 2014. Regional environmental gradients influence ecophysiological responses of dominant coastal dune plants to changes in local conditions [J]. J Coastal Res, 30(5): 893-903.

GE LL, MENG QQ, LIN Y, et al., 2018. Diurnal and seasonal changes of chlorophyll fluorescence parameters of three shelterbelts in sandy coastal plain areas[J]. J NW For Univ, 33(5): 58-65.[葛露露，

孟庆权，林宇，等，2018. 滨海沙地 3 种防护林树种不同季节叶绿素荧光参数日动态及季相变化[J]. 西北林学院学报，33(5): 58-65.]

GENG DM, SHAN LS, LI Y, et al., 2014. Effects of soil water stress on chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activity in *Reaumuria soongorica* seedlings[J]. Chin Bull Bot, 49(3): 282-291.[耿东梅，单立山，李毅，等，2014. 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学报，49(3): 282-291.]

GRIFFITHS ME, ORIANS CM, 2003. Salt spray differentiality affects water status necrosis and growth coastal species [J]. Amer J Bot, 90(8): 1 188-1 196.

HUANG L, 2013. The seasonal dynamics of photosythsis of *Kandeia candel, Avicennia marina Aegiceres corniculatum* and *Bruguiera gymnorrhiza* in Zhangjiang estuary[J]. Wetl Sci, 11(1): 82-89.[黄丽，2013. 福建省漳江口秋茄、桐花树、白骨壤和木榄光合作用季节动态研究[J]. 湿地科学，11(1): 82-89.]

ILZE S, ANTONS R, 2017. Effect of nitrogen and sulphur fertilization on chlorophyll content in winter wheat [J]. Rural Sustain Res, 37(332): 29-37.

JIAN MQ, 1994. The division of seasons for the South China region[J]. Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 33(2): 131-133.[简茂球，1994. 华南地区气候季节的划分[J]. 中山大学学报（自然科学版），33(2): 131-133.

JIANG ZR, LIANG XT, ZHU G, et al., 2008. Sensitivity of three tree species reaction to seasonal variation and its relation to antistress ability[J]. J NW For Univ, 4(6): 46-49.[蒋志荣，梁旭婷，朱恭，等，2008. 3 树种对季节变化反应的敏感度及其与抗逆能力的关系[J]. 西北林学院学报，4(6): 46-49.]

JIN Y, LI TH, WEN SZ, et al., 2018. Growth and physiological charaterisics of *Phoebe bournei* seeding under drought stress[J]. J Cent S Univ For Technol, 38(9): 50-57.[靳月，李铁华，文仕知，等，2018. 干旱胁迫对闽楠幼苗的生长和生理特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报，38(9): 50-57.]

JUNG TL, LIN ZY, MING YC, et al., 2020. Growth characteristics and anti-wind erosion ability of three tropical foredune pioneer species for sand dune stabilization [J]. Sustainability 12(8): 33-53.

KALAJI HM, JAJOO A, OUKARROUM A, et al., 2016. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. [J] Acta Physiol Plant, 38(4): 102-112.

KAMAKURA M, FURUKAWA A, 2008. Responses of individual stomata in *Ipomoea pes*-*caprae* to various CO_2 concentrations [J]. Physiol Plant, 132(3): 255-261.

LI HS, 2000. Experimental principles and techniques of plant physiology and biochemistry[M]. Bejing: Higher Education Press.[李合生，2000. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京：高等教育出版社.]

LI N, LI HP, JIANG B, et al., 2019. Physiological response to low temperature stress in *Casuarina equisetifolia* seedlings[J]. J Zhejiang A & F Univ, 36(4): 678-686.[李楠，李贺鹏，江波，等，2019. 短枝木麻黄幼苗对低温胁迫的生理响应[J]. 浙江农林大学学报，36(4): 678-686.]

LI PG, ZHOU HY, CHEN CY, et al., 2012. Seasonal variations of soluble sugars in dominant plant species in Alxa Desert of northwest China[J]. Chin Ecol, 31(12): 3018-3023.[李培广，周海燕，陈翠云，等，2012. 阿拉善荒漠优势植物可溶性糖的季节变化[J]. 生态学杂志，31(12): 3018-3023.]

LI X, WU T, CHENG Y, et al., 2020. Ecophysiological adaptability of four tree species in the southern subtropical evergreen broad-leaved forest to warming[J]. Chin J Plant Ecol, 44(12): 1203-1214.[李旭，

吴婷，程严，等，2020. 南亚热带常绿阔叶林 4 个树种对增温的生理生态适应能力比较[J]. 植物生态学报，44(12):1203-1214.]
LIANG F, TAN XH, DENG X, et al., 2021. Growth and physiological responses of semi-mangrove plant *Barringtonia racemosa* to waterlogging and salinity stress[J]. Guihaia, 41(6):872-882.[梁芳，檀小辉，邓旭，等，2021. 半红树植物玉蕊对淹水-盐度胁迫的生长及生理响应[J]. 广西植物，41(6): 872-882.]
LIU Y, DAI XB, ZHAO LK, et al., 2020. RNA-seq reveals the salt tolerance of *Ipomoea pes-caprae*, a wild relative of sweet potato [J]. J Plant Physiol, 255(5): 153-276.
LU D, WU GL, QIU D, et al., 2019. Variation patterns of leaf pigments of an evergreen garden plant *Cinnamomum camphora* in urban area[J]. J Biol, 36(6): 59-63.[吕丹，吴甘霖，邱东，等，2019. 城市常绿园林植物香樟叶片色素变异特征研究[J]. 生物学杂志，36(6): 59-63.]
LUM TD, BARTON KE, 2020. Ontogenetic variation in salinity tolerance and ecophysiology of coastal dune plants [J]. Ann Bot, 125(2): 301-314.
LUO QH, JI XM, NING HS, et al., 2014. Photosynthetic characteristics and relationship the ecological factors of three sandy shrubs under irrigation condition[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34(11): 2296-2302.[罗青红，吉小敏，宁虎森，等，2014. 灌溉条件下 3 种沙生灌木光合特性及其与生态因子的关系[J]. 西北植物学报，34(11): 2296-2302.]
PAN X, QIU Q, LI JY, et al., 2013. Effects of drought stress on chlorophyll content of two fast-growing tree species[J]. Eucalypt Sci Technol, 30(3): 17-22.[潘昕，邱权，李吉跃，等，2013. 干旱胁迫对两种速生树种叶绿素含量的影响[J]. 桉树科技，30(3): 17-22.]
SUN L, PENG ZD, W C, et al., 2014. Effect of drought stress on photosynthetic characteristics of two energy resource sandy shrubs[J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 38(2): 99-104.[孙龙，彭祚登，王冲，等，2014. 干旱胁迫对两种沙地灌木能源树种光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报（自然科学版），38(2): 99-104.]
SUN S, ZHANG XJ, LIU JP, et al., 2018. Synergistic effects of shade and drought on the physiological metabolism and resistance system of *Arthraxon hispidus*[J]. Acta Ecol Sin, 38(5): 1770-1779.[孙帅，张小晶，刘金平，等，2018. 遮阴和干旱对荩草生理代谢及抗性系统影响的协同作用[J]. 生态学报，38(5): 1770-1779.]
TONG SH, LIU N, WANG J, et al., 2020 Ecological and physiological adaptabilities of *Catharanthus roseus* to tropical coral island[J] Guihaia, 40(3): 384-394.[童升洪，刘楠，王俊，等，2020. 长春花(*Catharanthus roseus*)对热带珊瑚岛生理生态适应性研究[J]. 广西植物，40(3): 384-394.]
WU XL, YE GF, WU WY, et al., 2013. Transpiration rate and influencing environmental factors of *Casuarina equisetifolia* on coastal sand[J]. J Fujian Coll For, 33(1): 1-6.[吴锡麟，叶功富，吴文英，等，2013. 滨海沙地木麻黄蒸腾速率及其影响因子[J]. 福建林学院学报，33(1): 1-6.]
XIAO RX, LV JX, JIA CS, et al., 2018. Effect of exogenous brassinosteroid on physiological characteristics of *Paeonia ostii* ‘Fengdan’[J] Plant Physiol J, 54(9): 1417-1425.[肖瑞雪，吕静霞，贾长松，等，2018. 外源油菜素内酯对油用牡丹‘凤丹’生理特性的影响[J]. 植物生理学报，54(9): 1417-1425.]
ZHANG JL, CHENG D, LI YL, et al., 2017. Nutrient and metabolic responses of the leaves of *Cunninghamia lanceolata* seedlings to warming and reduced precipitation in different seasons[J]. Chin Bull Bot, 52(3): 278-289.[张金玲，程达，李玉灵，等，2017. 光和水分胁迫对臭柏实生幼苗光化学效率及色素组成的影响[J]. 植物学报，52(3): 278-289.]
ZHANG QF, LÜ CP, ZHOU JC, et al., 2019. Nutrient and metabolic responses of the leaves of *Cunninghamia lanceolata* seedlings to warming and reduced precipitation in different seasons[J].

Chin J Appl Ecol, 30(2): 420-428.[张秋芳，吕春平，周嘉聪，等，2019. 不同季节杉木幼苗叶片养分和代谢组分对增温和减少降水的响应[J]. 应用生态学报，30(2): 420-428.]

ZHANG X, WANG ZN, LU JY, et al., 2016. Responses of leaf traits to drought at different growth stages of alfalfa[J]. Acta Ecol Sin, 36(9): 2669-2676.[张曦，王振南，陆姣云，等，2016. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段性响应[J]. 生态学报，36(9): 2669-2676.]

ZHAO YY, LU ZH, LIU JT, et al., 2014. Advance in distribution, adaptability and succession of plantcommunities in coastal dune.[J]. Wetl Sci, 12(3): 401-408.[赵艳云，陆兆华，刘京涛，等，2014. 海岸沙丘植物群落分布、适应性和演替研究进展[J]. 湿地科学，12(3): 401-408.]

ZHOU RL, WANG J, YANG SQ, et al., 2013. Physiological response of *Vitex trifolia* to sand burial in the sand coast[J]. Acta Ecol Sin, 33(6): 1973-1981.[周瑞莲，王进，杨淑琴，等，2013. 海滨沙滩单叶蔓荆对沙埋的生理响应特征[J]. 生态学报，33(6): 1973-1981.]

ZHOU YH, LIANG YX, 2021, Influence of high temperature stress on physiological factors of *Cornus florida* seedling leaves[J]. Jiangsu Agric Sci, 49(11): 85-92.[周余华，梁宇翔，2021. 高温胁迫对多花梾木幼苗叶片生理因子的影响[J]. 江苏农业科学，49(11): 85-92.]

ZHU JT, LI XY, ZHANG XM, et al., 2011. Seasonal change of antioxidative enzymes and osmotic regulation in four desert plants[J]. J Desert Res, 31(6): 1467-1471.[朱军涛，李向义，张希明，等，2011. 4 种荒漠植物的抗氧化系统和渗透调节的季节变化[J].中国沙漠，31(6): 1467-1471.]